植 物 分 类 学 报 24 (4): 247—252 (1986)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国红豆杉科花粉形态的研究

席 以 珍
(中国科学院植物研究所，北京)

摘要 红豆杉科 (Taxaceae)，花粉近球形，有时稍扁或稍长。直径为 20.8—45.8μm。具远极薄壁区，或不典型的乳头状突起。外壁两层，内外层厚度相等，有时层次不明显。在光学显微镜下，外壁表面粗糙，或具微弱的颗粒状纹饰。在穗花杉 (*Amentotaxus argotaenia*) 这个种里，有些花粉粒具残存气囊。在扫描电镜下，外壁表面具粗瘤和细瘤两种纹饰类型。透射电镜对本科各属代表种观察表明，本科花粉外壁内层具片状结构，外层由单层瘤状纹饰分子构成，有些种细瘤连接形成覆盖层。

根据花粉形态资料，可将本科植物分为 2 个族：白豆杉族（仅包括白豆杉一个属）和红豆杉族（包括红豆杉属和榧树属）。鉴于穗花杉属花粉的特殊性，建议独立上升为穗花杉科 Amentotaxaceae。

关键词 花粉形态;红豆杉科;分类;中国

红豆杉科 (Taxaceae) 为高大乔木或灌木，全科共 5 属约 25 种，除单种属南方红豆杉 *Austrotaxus spicata* Campton) 产南半球外，其他种、属均分布于北半球。我国有 4 属 12 种及 1 变种和 1 栽培种[2]。我们观察了其中 11 种及 1 变种和 1 栽培种的花粉形态。

红豆杉科在分类上具有重要的意义。其中大部分种类为我国特有种。有些非我国特有的种类，其分布中心也在我国，如云南穗花杉和云南红豆杉等。本文研究的花粉形态除少数几种有零星报道[1,3,7,8,11]外，许多种至今在国内外均未见报道。本文系统报道这些资料，并用扫描电镜和透射电镜观察所获资料对本科分类问题进行初步探讨。

材 料 和 方 法

本文观察的大部分花粉材料采自我所标本室所藏的腊叶标本，部分新鲜花粉材料采自野外。关于花粉样品的制作，光学显微镜观察的花粉是采用 Erdtman 的醋酸酐分解法处理。扫描电镜观察，是将干花粉直接均匀地撒在透明的双面胶纸上，进行镀膜、观察和照相。透射电镜观察是，首先将醋酸酐分解后的花粉固定在 2% 锇酸溶液中，大约经过 48 小时后，用缓冲液冲洗三次，每次大约 30 分钟。然后在酒精中逐级脱水，最后包埋在 Epon 812 介质中。包埋块放在 35℃—60℃ 的温度下聚合。超薄切片用醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色，最后在 H300 型透射电子显微镜上观察和照相。

观 察 结 果

本科花粉近球形，有时稍扁或稍长，常常褶皱成不规则的形状。直径在 20.8—45.8μm

王伏雄教授审阅本文并提出宝贵意见，张秀生同志制超薄切片，作者敬致谢意。

之间。具远极薄壁区或不典型的乳头状突起。外壁两层,内外层厚度相等,有时层次不明显。在光学显微镜下外壁表面近光滑,或具微弱的颗粒,有时在个别种里有少数花粉粒具残存的气囊。扫描电镜揭示出本科花粉表面具两种大小不同的瘤状纹饰,即具粗瘤和细瘤。前者数量较少,而且经常脱落。后者数量多而密。两种瘤本身都有彼此相同的细微结构(详见各属种的描述)。通过透射电子显微镜对各属代表种的观察表明,红豆杉科花粉外壁的内部结构特殊。由外壁内层和外层组成。内层具片状结构,外层仅由一层纹饰分子构成。形成内层的小片层在属间有不同的数目与厚度,外层为一层瘤分子,有些属,瘤两侧与相邻的瘤联接,形成覆盖层。内层与外层联系不紧,甚至无联系,从超薄切片看,有时两层是可分离的。

(一) 穗花杉属 Amentotaxus Pilger

高大乔木,全属共计三种,特产于我国西南至台湾。观察2种。

1. 穗花杉 *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger (图版1: 1,2; 图版4: 9,12)

花粉粒近球形,较扁或有时形状不规则,花粉经常褶皱成凹凸不平,形成三歧状隆起。直径为29.5(27.8—34.8)μm。具一宽而直立的薄壁区(类似于乳头状突起),顶端具小圆孔。经处理后薄壁区常受到破坏或下塌,因而不易被发现。在本种花粉中,经常在外壁上鼓出一堆松软的结构,形状和大小都不一定,这种结构可能代表残存的气囊(图版4: 12)。外壁厚度约为1.8μm,两层厚度相等。其表面在光学显微镜下观察为微弱的颗粒状纹饰。在扫描电镜下观察,外壁表面具粗瘤状纹饰和细瘤状纹饰两种类型,前者数量少,分布很不均匀。后者多而密,在放大到1万倍时,似乎小瘤是由成堆的颗粒组成(如图版1: 2)。用透射电镜观察,明显地反映出外壁的两个主要层次,即外壁内层和外壁外层。内层大约有7—9片。外层的基层很薄,紧贴片层的最外一层,而且不连续。基层外面为一层疏松的颗粒层,可能是柱状层,其中的颗粒是可以脱落的,当颗粒脱落后就形成不规则的空腔。覆盖层是由2或3个小瘤相互联接成串或合并或重叠成团构成。

花粉标本采自四川金佛山,花粉编号No. 11567。

2. 云南穗花杉 *Amentotaxus yunnanensis* Li (图版1: 3—4; 图版4: 5)

花粉粒近球形,略扁,由于褶皱使花粉形状不规则。直径为40.0(33.1—45.4)μm。薄壁区常下陷或被破坏,使该部位形成一个大孔,并具明显的边缘。外壁较薄,厚度约为1μm,层次不清楚,在光学显微镜下,外壁表面具模糊的颗粒或近光滑。扫描电镜揭示出的外壁表面特征与穗花杉大致相同。

植物标本采自云南,刘瑛,8880。花粉编号No. 8408。

(二) 白豆杉属 Pseudotaxus Cheng

1种,特产于我国浙江、江西、湖南、广东和广西。常绿灌木或乔木。

白豆杉 *Pseudotaxus chienii* (Cheng) Cheng (图版1: 5,6; 图版4: 1—4)

花粉粒卵圆形,由于褶皱,形状常不规则,经处理后,几乎全部花粉粒都破裂,一般是从远极面的乳头状突起开始,直裂到近极。直径为26.1(20.8—27.8)μm。远极面具一个直立的乳头状突起,突起细窄,其高度约为1.8μm。外壁厚度约为1.8μm,较透明,表面具颗粒,层次明显,内外层厚度相等。扫描电镜观察,表面为粗瘤和细瘤两类纹饰。粗瘤为球状。细瘤形状不规则或为球形。两类瘤表面均具小芽胞状突起。本种花粉表面的

瘤状纹饰较红豆杉及榧树两属的瘤大而不规则。透射电镜观察表明外壁层次不同于穗花杉,内层具 7—8 个小片层,外层仅由一层单个的大小不一的瘤分子组成,瘤较稀，表面具微刺。

（三）红豆杉属 Taxus Linn.

常绿乔木或灌木。全属 10 种左右,我国有 4 种。观察 3 种。

本属花粉为球形,常褶皱成不规则的形状。直径为 20.8—26.1μm。具远极薄壁区,常常内陷或被破坏。外壁厚度约为 1.7μm。在光学显微镜下表面近光滑，或具微弱的颗粒。在扫描电镜下,表面亦具粗瘤和细瘤两种纹饰类型。粗瘤数量极少,经常脱落。细瘤分布稠密。两类瘤表面均具相同细微结构，一般在瘤的侧面具纵棱或瓣状结构。根据云南红豆杉的超薄切片表明,本属外壁也由外壁内层和外层组成。内层大约由 4—5 个小片层组成。外层具一层单个的瘤分子。瘤分子有时密,有时稀,有时相互间几乎连接。

1. 红豆杉 *Taxus chinensis* (Pilger) Rehd.（图版 2：1,7）

花粉粒形状不规则，大部份褶皱成三歧状突起。直径为 22.6(20.8—31.6)μm。远极薄壁区常常下陷,有时破裂。在扫描电镜下,外壁表面粗瘤和细瘤的界限不明显，似乎只具一种纹饰类型,其侧面的纵棱界限较微弱。瘤的形状不规则,或几个小瘤逐渐合并成块状纹饰。本种外壁纹饰在属内较其他种粗。

植物标本采自四川,熊济华等，No. 30153。花粉编号 No. 8455。

2. 东北红豆杉 *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.（图版 2：3,5）

花粉粒球形或近球形，或形状不规则。花粉直径为 17.3—22.1μm。外壁表面的粗瘤全部脱落。细瘤具瓣状结构,细瘤分布不均匀,有些成堆分布。

花粉标本采自江苏(栽培)。

3. 云南红豆杉 *Taxus yunnanensis* Cheng et L. K. Fu（图版 2：4,8；图版 4：13—15）

花粉粒为球形,经常褶皱，在扫描电镜下常呈三歧状突起。直径为 24.3(22.6—26.1)μm。具远极薄壁区。外壁厚度约为 1.7μm。层次清楚，两层等厚，表面的粗瘤几乎都脱落。细瘤分布不均匀,大小也不一致。瘤侧面具 6—10 条纵棱,棱很细而明显。与属内其他种相比,本种表面的瘤分布较稀,且不均匀。透射电镜观察表明，外壁内层大约由 4—5 个小片层组成。外层为一层大小不一的瘤分子构成,瘤分子有时排列密,但有时很稀。内层和外层连接不紧。

花粉标本采自云南。花粉编号 No. 11019。

（四）榧树属 Torreya Arn.

常绿乔木。全属共 7 种，分布于北半球，我国有 4 种，另引入栽培 1 种。本文观察 5 种。

本属花粉为球形，但因常褶皱，形状不规则。 花粉体积较红豆杉属稍大，直径为 20.8—33.3 微米。具远极薄壁区，常下陷或破裂。外壁厚度为 1.7—2μm，两层等厚，或层次不明显。在光学显微镜下外壁表面为微弱的颗粒。扫描电镜观察，其表面亦具两种粗、细不同的瘤状纹饰,瘤表面的结构因种而异。

透射电子显微镜对云南榧树花粉外壁超薄切片观察表明，本属外壁由外壁外层和外

壁内层组成。内层包括4—5个小片层,厚度常不一致，主要是由于每个片层之间排列松紧的程度不同所造成,也可能外壁厚度本来就不匀。外壁外层的瘤分子很多，排列很密，有时在侧面联合,形成外壁的覆盖层。外层与内层联系不紧。

1. 巴山榧树 *Torreya fargesii* Franch.（图版4：6）

花粉粒球形,稍具褶皱,有时形成三歧状隆起。直径为26.1(22.6—29.5)μm。远极薄壁区有时稍突，但通常下陷。外壁厚度约为1.7μm，两层等厚。表面的粗瘤为球形。细瘤排列很密,有时重叠或彼此联结。小瘤通常具瓣状结构。

植物标本采自四川,杨光辉，No. 58057。花粉编号 No. 11021。

2. 榧树 *Torreya grandis* Tort.（图版3：5,6；图版4：11）

花粉粒为球形，常褶皱成三歧状隆起。直径为26.9(20.8—33.3)μm。远极薄壁区不明显。外壁厚度约为1.7μm，层次模糊。表面的粗瘤大部脱落。细瘤大小不一致，排列密而均匀,彼此间的界限清楚,瘤具瓣状结构。

植物标本采自浙江,王景祥，No. 1994。花粉编号 No. 11022。

3. 长叶榧树 *Torreya jackii* Chun（图版2：2,6）

花粉粒直径为24.3(20.8—26.1)μm。外壁厚度约为1.7μm，两层明显,厚度相等。瘤形状稍不规则,表面光滑。

植物标本采自福州,陈占寿，No. 143。花粉编号 No. 11872。

4. 日本榧树 *Torreya nucifera* (Linn.) Sieb. et Zucc.（图版3：1,2；图版4：10）

花粉粒直径为24.3(22.6—27.8)μm。外壁厚度约为2μm，两层厚度相等。粗瘤存留很少，细瘤排列十分紧密，有时彼此合并形成块状纹饰。本种花粉的细瘤较属内其他种粗,与红豆杉（*Taxus chinensis*）的纹饰有些类似,但本种较红豆杉的纹饰细而密，瘤之间空间窄,瘤侧面具纵棱的痕迹,而红豆杉的瘤具瓣状结构的痕迹。

植物标本采自江西。花粉编号 No. 11068。

5. 云南榧树 *Torreya yunnanensis* Li（图版3：3,4；图版4：7,8）

花粉粒为球形或形状不规则。直径为28.4(22.6—31.5)μm。外壁厚度约为2μm。粗瘤存留很少,成堆分布。细瘤分布密而均匀,瘤侧面具几条细而明显的纵棱。

本种超薄切片特征见属的描述。

花粉标本采自云南丽江。

讨论与结论

关于红豆杉科的花粉形态,一般与裸子植物中不具气囊的科,如柏科、杉科和三尖杉科花粉较类似,即它们的花粉粒均为球形或近球形,常因外壁较薄而易褶皱，造成花粉形状不规则。表面较粗糙或具微弱的颗粒。这些特征与文献报道的基本一致。然而本科花粉外壁表面和内部结构在扫描电镜和透射电镜下，却显示出各属间的明显差异。现将它们比较如下:

1. 扫描电镜揭示的花粉表面纹饰特征：　下述特征大部是放大到1万倍时所反映的类型。总的说来,本科花粉表面具粗瘤和细瘤两种纹饰类型。粗瘤数量很少,排列不均匀。细瘤数量多，排列很紧密。两种瘤表面均有一致的细微结构。但因粗瘤是附着在细瘤之

上，粘连不紧，常易脱落，所以分类价值较小。细瘤不会脱落，属间特征较明显，具有一定的分类意义。

穗花杉属：本属外壁表面的瘤状纹饰是由聚集成堆的颗粒组成。

白豆杉属：该属花粉瘤的表面具明显的小芽胞状突起。

红豆杉属和榧树属：这两个属的花粉表面具有一致的纹饰特点。它们的瘤在侧面具数条纵棱或具瓣状结构，或表面光滑。

2. 透射电镜显示出的花粉外壁内部结构：裸子植物的较被子植物的简单。裸子植物花粉外壁内层是成片状的，外壁外层没有覆盖层、柱状层和底层之分，仅由一层纹饰分子构成。但外壁内层的片层数目在各属之间则不一致，这个特点具有一定的分类意义。

穗花杉属：外壁内层厚，片层数多，大约有 7—9 个小片层。外层比较特殊，它是由 3 个或 2 个小瘤相互连接或彼此重叠成串，其间并具若干颗粒，或颗粒合并成枝状、珊瑚状等形成疏松的外壁外层，有时在外壁的某部位，外壁完全由颗粒状分子构成。

白豆杉属：本属外壁内层较穗花杉属薄，片层数较少，大约有 7—8 个小片层。外层的瘤分子较粗而稀。

红豆杉属和榧树属：这两个属的外壁内层薄，小片层数少，大约只有 4—5 个小片层。外壁外层只具一层瘤分子，但红豆杉属的瘤分子较稀，榧树属的瘤分子较密。

3. 红豆杉科花粉形态与植物分类的关系

以上花粉形态资料是研究本科各属间的分类关系的重要依据，现讨论如下：

（1）关于穗花杉属的分类位置：近百年来，对这个问题一直持有不同意见。Pilger (1903, 1916) 和 Kudo 与 Yamamoto (1931) 等先后提出了该属的分类位置。在 50—60 年代以后，穗花杉属的隶属问题仍未确定，同时引起了植物学各分枝学科的极大兴趣，而且各家的见解也不尽相同。例如，植物胚胎学[4]的资料认为这个属接近澳洲红豆杉 (Austrotaxus)；解剖学[5]的资料则认为它与榧树属比较接近；我国裸子植物分类学家郑万钧和傅立国 (1978) 将我国红豆杉科 4 个属划分成三个族，其中穗花杉属单独成立一个族；孢粉形态的资料也同样反映出这个属的独特性。根据花粉外壁超薄切片和扫描电镜资料分析，证明穗花杉属既不同于红豆杉科，也有别于三尖杉科。作者倾向于赞同 Kudo 和 Yamamoto (1931) 的观点，主张将穗花杉属上升为一个新科——穗花杉科 (Amentotaxaceae)。

（2）关于白豆杉属：这个属原是红豆杉属下的一个种，1931 年郑万钧教授把它从该属中分离出来成为一个新属。花粉形态资料证明了建立这个属的正确性。因为白豆杉与红豆杉两属的花粉特征完全不同，前者外壁表面的瘤分子较粗，瘤的表面具芽胞状突起；而红豆杉属花粉表面瘤分子侧面具纵棱或瓣状结构。白豆杉花粉外壁内层由 7—8 个小片层组成，而红豆杉属的内层只有 4—5 个小片层。这说明两个属之间在花粉形态上区别是很明显的，无疑白豆杉应该独立上升为新属。但是红豆杉属和白豆杉属是否应放在同一个族里呢！在花粉形态上这两属差异太大，不应隶属同一个族，白豆杉属应该上升到族的水平。

（3）关于红豆杉属和榧树属：根据花粉形态研究表明，这两个属的关系较密切，无论是扫描电子显微镜还是透射电子显微镜观察，所获得的资料都比较一致，如它们的外壁较

薄,内层均具 4—5 个小片层,外层为一层球状的瘤分子。若将这两个属放在一个族中,看来是比较合适的。

综上所述,根据花粉外壁表面纹饰和内部超微结构,作者认为我国红豆杉科 4 个属可以归并为 2 个族和提升一个新科,即白豆杉族(仅包括白豆杉属)和红豆杉族(包括红豆杉属和榧树属);将穗花杉属从红豆杉科中分离出来上升为科。

参 考 文 献

[1] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960: 中国植物花粉形态,科学出版社, 29—32 页。
[2] 中国科学院植物志编委会, 1978: 中国植物志第七卷,科学出版社。
[3] 坡克罗夫斯卡娅(王伏雄等译), 1956: 花粉分析,科学出版社, 195—197 页。
[4] 陈祖铿,王伏雄, 1984: 从胚胎发育看穗花杉属的系统位置,植物分类学报, **22**(4): 269—276。
[5] 胡玉熹, 1983: 中国特有裸子植物的解剖 I. 穗花杉 (Amentotaxus argotaenia (Hance) Pilger), 植物学集刊, 第一集, 127—134 页。
[6] 席以珍, 1986: 杉科植物花粉形态的研究,植物研究, 6(3)。
[7] Erdtman, G., 1943: An introduction to Pollen Analysis Waltham, Mass., U. S. A.
[8] Gullvag, B. M., 1966: The fine Structure of some Gymnosperm Pollen Walls. *Grana Palynol.* **6**: 436—475.
[9] Kudo, Y. and Y. Yamamoto, 1931: Amentotaxaceae. *J. Soc. Agric.* (Taihoku) **3**(2): 110—111.
[10] Pilger, R., 1903: Taxaceae —— Pflanzereich. IV. 5. Wilhelm Emgelmann. Leipzig.
[11] Wodehouse, R. P. 1935: Pollen Grains, McGraw-Hill Book Company, Inc. 233—295p.

STUDIES ON POLLEN MORPHOLOGY OF TAXACEAE OF CHINA

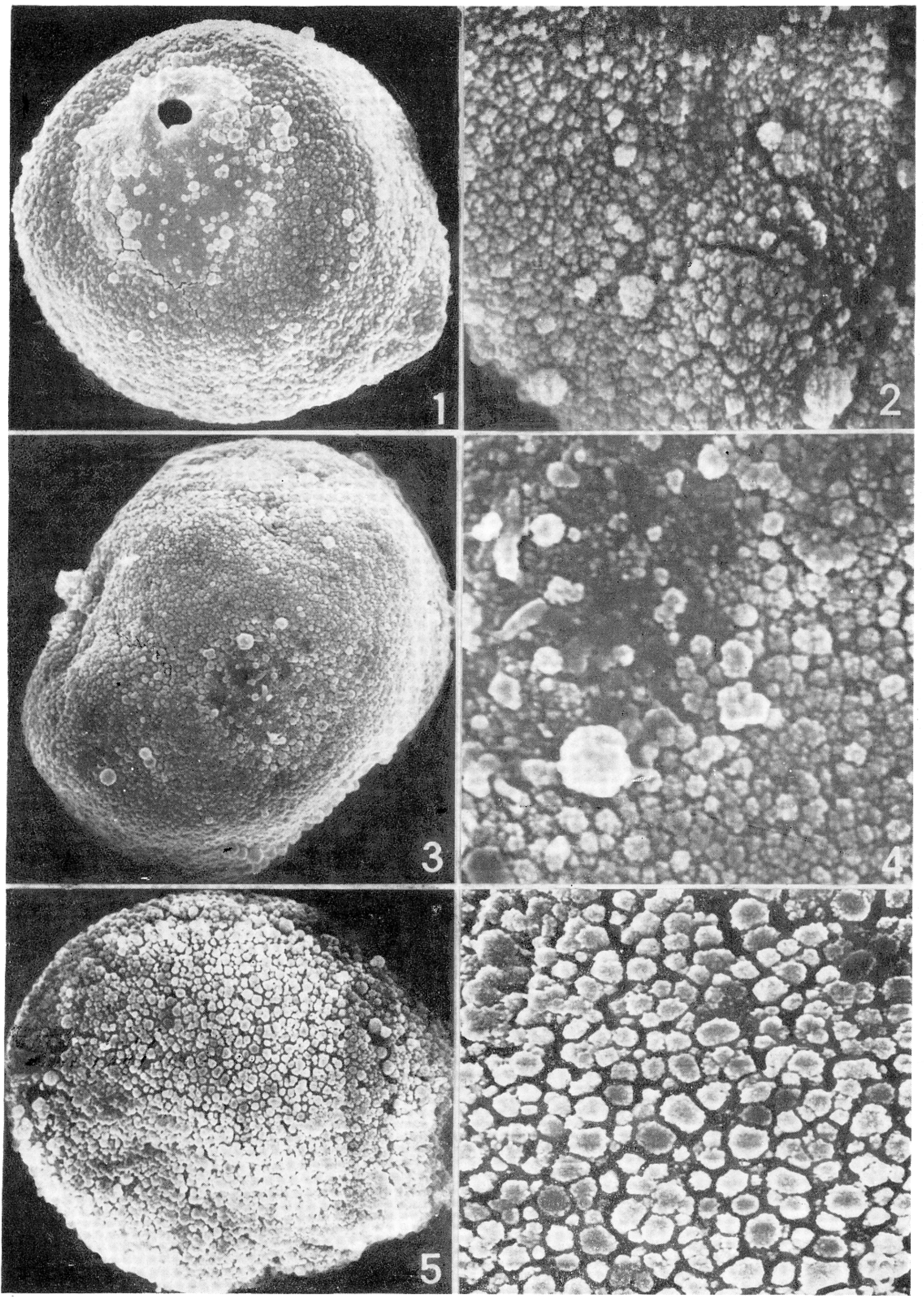
Xi Yi-zhen

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing)

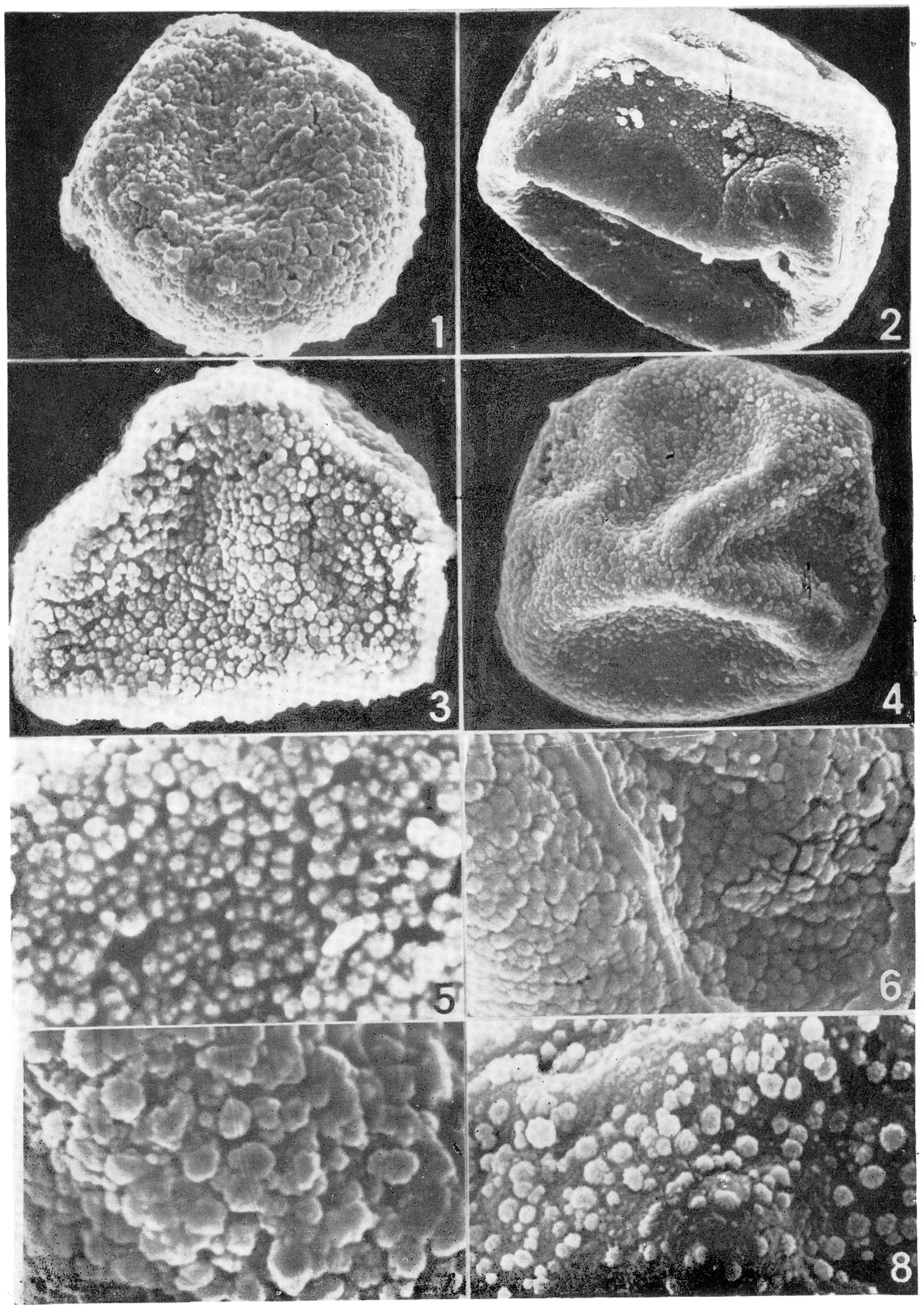
Abstract The present study deals with pollen morphology of 4 genera and 10 species of *Taxaceae* in gymnosperms. Pollen grains of the family are spheroidal or subspheroidal, 20.8 μm in diameter and with laptoma or papilla in the distal face. Exine is two-layered, with sexine equal to nexine in thickness, but sometimes the stratification is indistinct. The surface is scabrous or slightly granular under LM. Coarse verrucae and fine tuberculae on pollen surface are observed under SEM. From thin section, endexine is shown to have lamellate structure, and ectexine is made of verrucate elements. In *Amentotaxus argotaenia*, some pollen grains show remnant saccate.

According to pollen morphology, this family may be divided into two tribes: 1, *Pseudotaxeae* (including *Pseudotaxus* only), and 2, *Taxeae* (including *Taxus* and *Torreya*). Owing to the special feature of pollen grains in Amentotaxus the present author suggests that the genus be separated from *Taxaceae* and raised to the level of family, *Amentotaxaceae*.

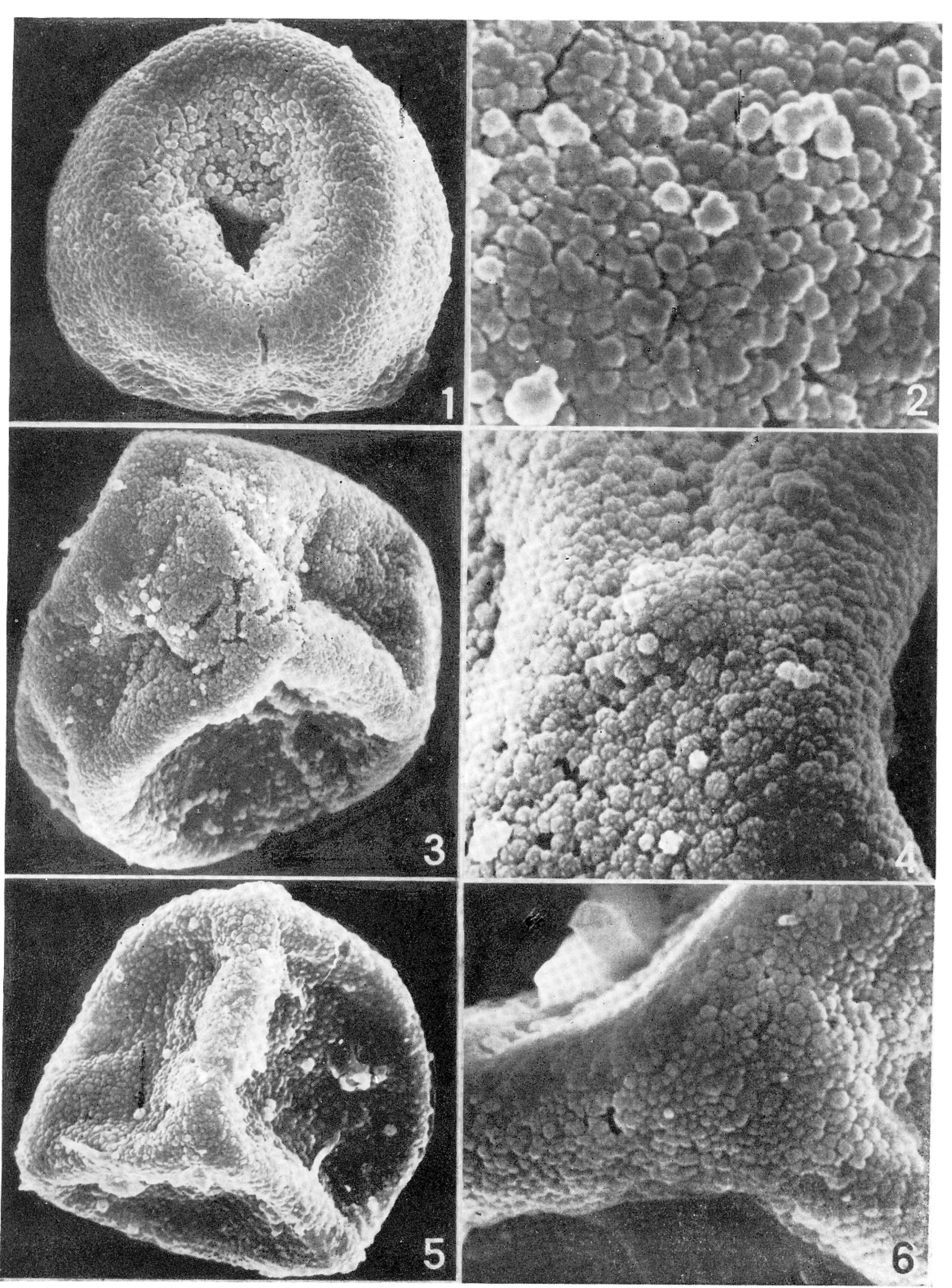
Key words Pollen morphology; Taxaceae: Taxonomy; China



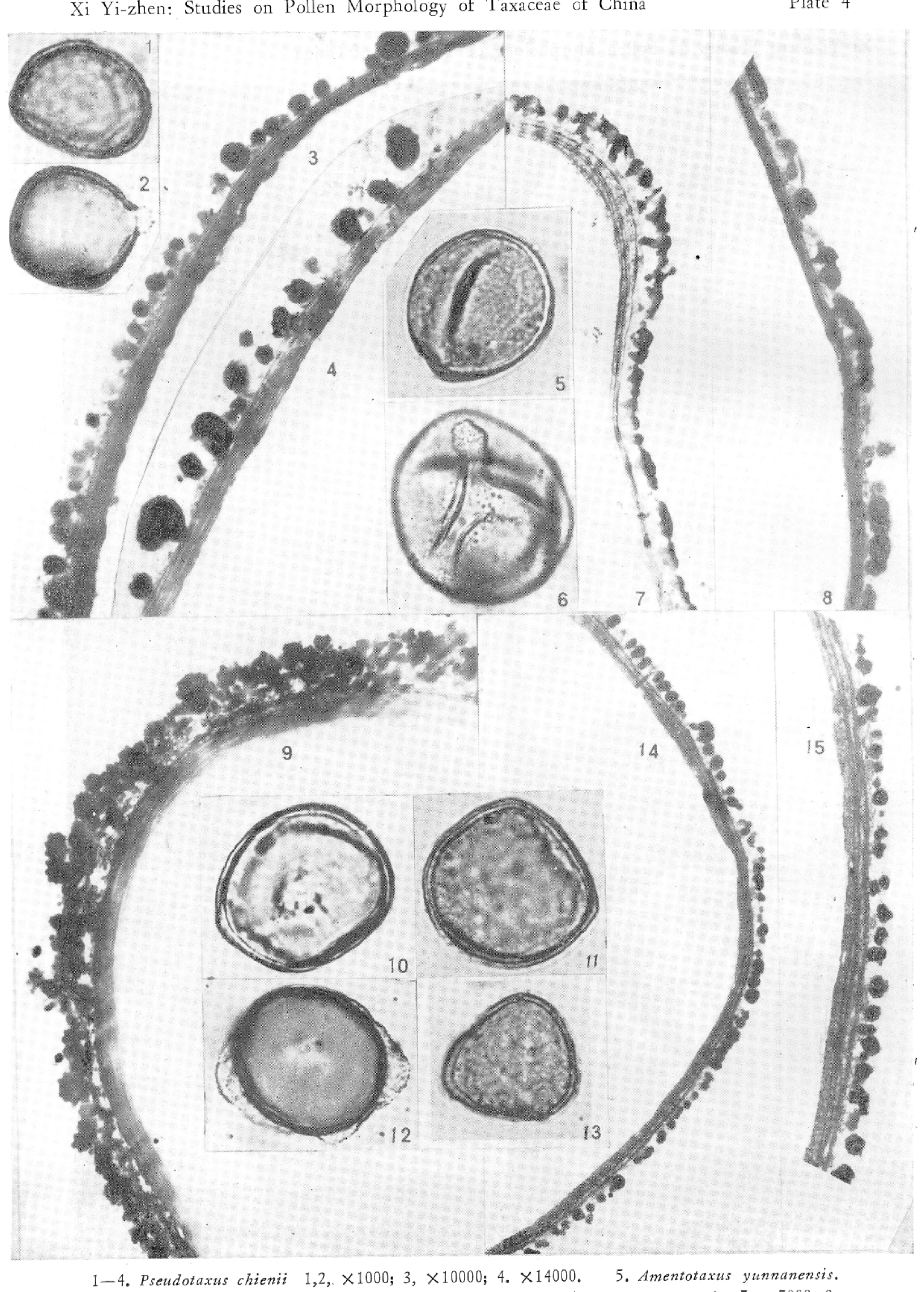
1,2. *Amentotaxus argotaenia* 1. ×2100; 2. ×8400. 3,4. *A. yunnanensis* 3. ×2100; 4. ×8400.
5,6. *Pseudotaxus chienii* 5. ×2100; 6. ×8400.



1,7. *Taxus chinensis* 1. ×2900; 7. ×8400. 3,5. *T. cuspidata* 3. ×3300; 5. ×8400.
4,8. *T. yunnanensis* 4. ×2500; 8. ×8400. 2,6. *Torreya jackii* 2. ×2500; 6. ×8400.



1,2. *Torreya nucifera* 1. ×2500; 2. ×8400.　3,4. *Torreya yunnanensis* 3. ×2500; 4. ×8400.
5,6. *Torreya grandis* 5. ×2500; 6. ×8400.



1—4. *Pseudotaxus chienii* 1,2, ×1000; 3, ×10000; 4. ×14000. 5. *Amentotaxus yunnanensis*. 9, 12. *A. argotaenia* 9. ×12000. 6. *Torreya fargesii*. 7,8. *T. yunnanensis* 7, ×7000; 8, ×11600. 10. *T. nucifera*. 11. *T. grandis*. 13,14,15. *Taxus yunnanensis* 10—13, ×1000; 14. ×7000; 15. ×12000.